

LA DISTRIBUTION DES BOMBACACÉES : MISE AU POINT BIOGÉOGRAPHIQUE

par LÉON CROIZAT

Nous avons publié il y a quelques années un schéma de la distribution des Bombacacées (*Man.* 1, fig. 61) qui nous a valu quelques critiques judicieuses. Il est de notre devoir d'y faire face dans un esprit entièrement objectif, c'est-à-dire visant à faire la lumière autant sur les faits eux-mêmes que sur leur raison d'être et sur ce qu'on a pu y voir. Cette condition exige des préliminaires beaucoup plus étendus qu'on ne pourrait le supposer au premier abord, au point qu'ils aboutissent à reléguer les Bombacacées elles-mêmes tout à la fin de nos considérations. Elles ne s'y trouveront pas mal placées, car des préliminaires qui cherchent à atteindre le fond d'une question la débarrassent par là même de tout ce qui n'est pas essentiel.

A. CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

Nous pensons avoir bien été le plus sévère des critiques en portant sur notre *Manual of Phylogeography* 1952 le jugement que voici (*Space* : 178) : « My earliest work does... fall short of rigour and precision in regard of the process of form making common to plants and animals jointly ». En effet, le manque de précision que nous avons nous-même admis peut mener loin, ainsi qu'on le verra, quand il intervient dans l'établissement d'une doctrine de biogéographie générale. Nous nous faisons avant 1952 une idée de cette doctrine qui — sans pour cela être fallacieuse, nous osons l'affirmer — a gagné beaucoup en profondeur et en étendue à partir de cette date. L'avouer équivaut à justifier nos débuts pour l'essentiel, car des idées qui auraient été foncièrement erronées avant 1952 ne sauraient assurément être approfondies et élargies comme telles après 1952.

Nous avons déjà entrevu en 1952 (*Man.* : 279, 279 note, 474 et s., 481, 491-492) que l'analyse de la distribution des plantes non-angiospermes soulevait des difficultés en ce qui concerne les « centres d'origine » et la direction des « pistes » (les « tracks » de nos textes en Anglais) que nous avons fortement invoquées à l'époque en discutant la phytogéographie

1. Nos principaux ouvrages sont cités comme suit : 1. *Man.* = *Manual of Phylogeography*. 1952; 2. *Panbiog.* = *Panbiogeography*. 1958; 3. *Princ.* = *Principia Botanica*. 1960; *Space* = *Space, Time, Form: The Biological Synthesis*. 1962. Pour répondre aux nombreuses demandes qui nous ont été adressées, nous nous permettons d'indiquer ici que ces ouvrages sont disponibles chez Wheldon et Wesley Ltd., Lytton Lodge, Codicote; North Hitehin, Herts., Angleterre.

des Angiospermes. En le signalant dans des observations qui constituaient par elles-mêmes tout un programme de recherche et de pensée (voir de même, *Man.* : 555), nous avons posé une série de questions par le chemin desquelles nous avons été amené à confier nos nouvelles idées à partir de 1958. A la lumière de ces idées, ce que nous pensions en 1952 de la distribution des Bombacacées demande des explications que nous ne manquerons pas de fournir le moment venu. Pour l'instant, nous ne nous occuperons que de quelques principes, car à tout seigneur, tout honneur. *De minimis non curat praetor* (du moins, *illico et immediate*).

Dans les nombreux travaux que nos enquêtes nous ont fait consulter, nous avons relevé — on le croira sans peine — de grandes différences d'opinion au sujet de ce que sont la phytogéographie, la zoogéographie et, par là, la biogéographie. Néanmoins, nous avons pu tirer de ces enquêtes la conviction que ces différences n'ont rien d'essentiel et que, en dépit des apparences, la biogéographie couramment admise à l'heure actuelle est toujours fidèle par le fond même de sa pensée à la « Géographie Distribution » énoncée par Charles DARWIN en 1859 aux chapitres XI et XII de « L'Origine de l'Espèce ». On en trouvera la preuve détaillée dans notre dernier ouvrage (*Space* : 10 et s., 594 et s., 631 et s., 638 et s., etc.) et, en général, dans tous nos travaux à partir de 1958. Prise dans l'essentiel, la conception Darwinienne fait de la « Geographic Distribution » une science de : 1) Centres d'origine spécifique; 2) Migrations; 3) Moyens de transport. Cette science est, en somme, une *théorie* dont DARWIN et ceux qui l'ont suivi depuis 1859 n'ont jamais ni su, ni pu donner un énoncé satisfaisant ¹.

1. Il suffira pour l'établir de citer quelques lignes de « The Origin of Species », chapitre XII, que voici : « Neither the similarity nor the dissimilarity of the inhabitants of various regions can be wholly accounted for by climatal and other physical conditions... Changes of climate must have had a powerful influence on migration... We are thus brought to the question which has been largely discussed by naturalists, namely, whether species have been created at one or more points of the earth's surface. Undoubtedly there are many cases of extreme difficulty in understanding how the same species could possibly have migrated from some one point to the several and isolated points where now found. Nevertheless, the simplicity of the view [sic] that each species was first produced within a single region captivates the mind. He who rejects it, rejects the *vera causa* of ordinary generation with subsequent migration [sic], and calls in the agency of a miracle ». Ces propositions, qu'elles puissent être vraies ou fausses, sont troublantes en raison de l'absence foncière d'une *méthode* capable de les mettre en harmonie dans un système *logique* de causes et d'effets. C'est bien par là que pèche la pensée de Charles DARWIN dans son ensemble. DESCARTES (*Space* : 475-478) ne s'y serait assurément pas complu, et il est facile de comprendre pourquoi les biologistes attirés (W. R. THOMPSON, directeur de l'Institut Fédéral de Contrôle Biologique, Ottawa (Canada), dans ce cas particulier : voir l'introduction à : *Charles Darwin — The Origin of Species*, éd. 1958 (Dent and Dutton, Everyman's Library; n° 811 : Sciences, Londres et New York) ont estimé de leur devoir de confier à la presse, par exemple, des opinions de cette portée bien générale (*op. cit.* XXI, XXIV) : « A long-enduring and regrettable effect of the success of the *Origin* was the addition of biologists to unverifiable speculation... The success of Darwinism was accompanied by a decline in scientific integrity... Thus are engendered those fragile towers of hypotheses based on hypotheses, where fact and fiction intermingle in an inextricable confusion ». C'est rigoureusement exact en ce qui concerne la « zoogéographie » et la « phytogéographie » courantes (*Space* : 636 fl.), dont DARWIN, ainsi que nous l'avons remarqué, est sans contredit possible, toujours le pontife suprême. Malheureusement, peu de naturalistes le savent, en France surtout.

Pour nous, la biogéographie (la *panbiogéographie*, si on le veut bien), ne peut et ne doit pas être une *théorie*. Les innombrables connaissances de fait accumulées par l'ensemble des sciences biologiques depuis 1859 nous dispensent de penser à *vide sur ce qui pourrait être*, si jamais cela était, au sujet des rapports de l'espace, du temps et de la forme dans l'évolution. Nous sommes à même de savoir aujourd'hui assez exactement *ce qu'il en est* à la condition, naturellement, de soumettre les faits à l'analyse par une méthode capable d'en déduire des principes et des lois de valeur statistique adéquate. Pour nous, donc, *la biogéographie est, surtout et avant tout, une méthode d'analyse des faits de la distribution des plantes et des animaux dans le monde entier, vivants et fossiles à la fois, visant à connaître d'une manière exacte et objective les rapports de l'espace, du temps et de la forme au cours de l'évolution.*

On opposera à cette conception que pareille méthode est impossible par le fait même que la distribution — telle que nous l'envisageons et qu'elle est en réalité — rentre dans l'ordre cosmique de l'impondérable, et n'est donc pas passible d'analyse précise. Nous ne le croyons aucunement. Cette conception et cette méthode sont en effet les seules valables. S'il a été donné à HAÛY, esprit lucide de la science française, de faire de l'ordre en cristallographie; si KEPLER, Germain rêveur mais très tenace dans la recherche, a pu mettre au point certains rapports entre les orbites des planètes sans pour cela chevaucher des fusées; bref, si l'Homme a pu comprendre un jour ce qu'il ne comprenait pas avant, on se demandera nécessairement en raison de quoi la science de la distribution géographique se doit de compiler DARWIN et ses épigones à perpétuité. En fait, la méthode que nous envisageons et suivons par principe est loin d'être nouvelle. LINNÉ en rêvait, BERNARD et Antoine-Laurent de JUSSIEU l'ont appliquée à la recherche de la classification naturelle, KNUD ANDENSEN (*Panbiog.* 1 : VIII ff.) s'en est servi en 1912 afin de démêler la distribution et la systématique des Mégachiroptères. Les chercheurs que nous nommons, ainsi que d'autres que nous ne pouvons mentionner immédiatement, n'ont été au fond que des débutants au sens courant du mot, mais, sans eux, rien n'eût existé de ce qui a suivi. Il faut commencer, et tout commencement n'est qu'un prélude. C'est la méthode qui compte avant tout, car c'est à elle que la science doit d'organiser pas à pas en systèmes de pensée les théories les plus brillantes.

On nous pardonnera donc d'affirmer que la méthode panbiogéographique est essentiellement la bonne de par le fait même qu'elle exclut en principe toute théorie préconçue, et se borne à déduire des faits de la distribution — pris à une échelle statistique adéquate — ce qu'ils contiennent relativement à l'espace, au temps et à la forme. Pour nous, la distribution des Bombacacées dans les régions tropicales, celle des *Pies* dans le monde en général, du genre *Campostemon* en Malaisie, etc., etc., n'ont aucun intérêt tant qu'il ne s'agit que d'en tirer la confirmation, ou la réfutation, de telle ou telle autre théorie de « moyens de migrations », « centres d'origine », « adaptation sélective », etc. Tout ceci n'est, aujourd'hui surtout, qu'exercice académique. Ce qui importe est d'extraire du

cas particulier ce qu'il contient autant en lui-même et par lui-même que par rapport à la vie en général. Si ce qui doit revenir à la généralité des cas est bien compris, un cas particulier rentrera dans la règle sans difficulté. Naturellement, la généralité des cas elle-même ne livre ses secrets qu'à la condition d'analyser au préalable une foule de cas particuliers dans le but d'en contrôler les moyennes.

Ces remarques ne sont aucunement superflues, du moins à notre sens, car c'est d'après leur esprit que nous nous efforçons de raisonner sur la distribution géographique et les idées que d'autres que nous s'en font. Par exemple, notre premier travail, le *Manual of Phylogeography* (1952) pêche, ainsi que nous l'avons dit, en raison d'un manque de clarté en ce qui concerne les « migrations » et les « origines ». D'autre part, cet ouvrage étant constamment appuyé sur les faits de la distribution est loin d'être une « théorie » ainsi qu'on l'a prétendu (voir CROIZAT, *Rev. Univ. (Univ. Catolica Chile)* 44-45 : 187, 1960; *Princ. Ib* : 1704 et s., 1820). Les erreurs et les insuffisances dont notre ouvrage n'est assurément pas exempt ne peuvent être rectifiées au bénéfice commun que par des esprits instruits du fait qu'on peut souvent faire de mauvaises applications d'une méthode en elle-même digne de retenir l'attention. Tout le reste (*Princ. Ib* : 1704 et s., 1820) ne compte que très peu.

B. LES PORTES DE L'ANGIOSPERMIE

(Gates of Angiospermy)

Les critiques adressées à notre conception de la distribution des Bombacacées telle qu'elle apparaît dans le *Manual*, figure 61, sont ainsi que nous l'avons admis, loin d'être inadéquates. Elles rentrent toutefois dans un ensemble d'idées dont certaines sont loin à notre avis d'être heureuses. Dans l'espoir de rétablir enfin la question dans sa vraie position, nous allons nous permettre quelques considérations au sujet de la raison d'être de ces Portes, qui nous permettront de juger impartialement de ce que nous en avons fait dans le cas particulier des Bombacacées.

Il nous paraît fort logique — et nous n'avons pas manqué de le démontrer dans tous nos travaux — que l'évolution de la terre et de la vie aillent de pair. Naturellement, il nous paraît être tout aussi logique de penser que certaines régions de la terre doivent jouir, et jouissent en fait, d'une situation biologique particulièrement favorable. Il est certain que, par exemple, quelques milliers de kilomètres carrés du Cap de Bonne Espérance, de l'Australie du sud-ouest, de la Nouvelle-Calédonie, de la Chine du sud-ouest, etc., offrent à l'attention des savants des flores passionnantes à beaucoup de points de vue. En expliquer la raison d'être par rapport à l'espace, au temps et à la forme est, sans contredit possible, le devoir de la biogéographie scientifique. Nulle explication n'est utile qui négligerait les faits, et ignorerait les rapports entre la terre et la vie.

Ces rapports sont d'ailleurs matière de connaissance courante même dans l'enseignement secondaire. Tout le monde sait que l'ensemble des Mammifères australiens diffère profondément, en général, de celui du Vieux Monde, ce qui atteste nécessairement des rapports très frappants entre les aires continentales et la vie qui les peuple, et fournit l'occasion d'amorcer des considérations de biogéographie pure (*Panbiog.* 1 : 186, fig. 22 (comparer p. 207, fig. 23); 215, fig. 26; 222, fig. 27; *Princ.* 1b : 1213, fig. 158; etc.) d'un ordre tout autre que théorique. Moins connu du grand public, mais tout aussi certain et probant, est le fait que les terres et îles du Pacifique occidental dont les Mammifères Placentaires sont largement exclus représentent au contraire un centre formidable d'Angiospermes.

Nous venons de mentionner les flores du Cap de Bonne Espérance et de la Chine du sud-ouest comme remarquables. En plus d'endémismes relictuels et rares, ces flores hébergent des plantes supposées vulgaires telles, par exemple, que les Bruyères (*Ericaceae Ericoideae*) et les Azalées (*Rhododendron* s. l.). Vulgaires dans l'opinion courante, ces essences ne manquent cependant pas d'être bien dignes de l'attention du savant en raison du nombre énorme de sections et d'espèces particulières à l'Afrique du Sud (*Ericoïdées*), à la Chine du sud-ouest et à ses abords (*Rhododendron*). Ces formidables foisonnements prouveraient, d'après la plupart des auteurs, que c'est là que sont à rechercher les « centres d'origine » respectifs de ces plantes. Nous en doutons fortement : qu'il s'agisse plutôt de centres de gravité (« centers of massing » de nos travaux en Anglais) nous paraît sûr. Ces centres sont à attribuer autant à des survivances ancestrales qu'à des phases particulièrement favorables d'évolution déterminées par d'heureuses coïncidences biologiques et géologiques. En principe — ce dont ORTEGA y GASSET s'était bien aperçu (*Espiritu de la Letra*, éd. 1961, p. 4), mais que nous n'avions pas suffisamment médité avant 1952 — : « Toda cuestión de orígenes es peligrosa : el origen está siempre o muy en lo alto o muy en lo hondo. Exige ascensión o sumersión. Vertigo o ahogo ». En fait, il nous paraît être aujourd'hui hors de discussion que l'origine des Bruyères — prise « dans le plus haut et le plus profond », pour nous exprimer à la manière d'ORTEGA y GASSET, — est à rechercher dans un groupe très archaïque associant au moins les *Ericacées* et les *Empétracées*, et appartenant à un monde géologique disparu (*Space* : 35, fig. 9; 40, fig. 10; 43, fig. 11; 46, fig. 12; 49, fig. 13; 270, fig. 52; 291, fig. 53; 296, fig. 54; etc.) dont nos atlas ne savent rien; les mises au point de la géologie diront beaucoup plus dans vingt ans qu'elles ne sauraient dire aujourd'hui; la biogéographie méthodique (disons, la panbiogéographie) acceptée aujourd'hui même (*op. cit.* : 89-90) comme évident.

La distribution des *Ericacées* a retenu notre attention à plusieurs reprises (voir les index botaniques de tous nos travaux), et nous ne voyons pas de raison de gonfler cet article de redites. Il nous suffira de montrer ici sur la carte (fig. 1) la distribution d'*Erica* et de *Rhododendron*, et d'y relever les faits d'observation que voici : 1) La distribution de ces deux genres n'est évidemment pas homologue; 2) Attendu qu'ils se chevauchent

en Méditerranée, et que leurs exigences climatiques, écologiques, etc., ne s'excluent pas, on se demandera comment *Erica* est absent de la Chine du sud-ouest, et *Rhododendron* des montagnes du Kenya, etc.,

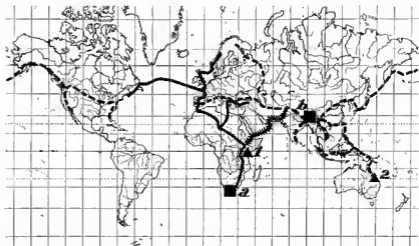


Fig. 1. — La répartition des *Erica* (Ericacées éricoidées) et des *Rhododendron* (Ericacées rhododendroidées).

Observations. — La distribution [répartition comprise, voir p. 000] du genre *Erica* est en trait plein (voir Avertissement ci-dessous), celle du *Rhododendron* en trait interrompu. Les carrés a et b indiquent les centres de gravité (« centres of massing ») respectifs des genres *Erica* et *Rhododendron* d'après la distribution courante. Le triangle 1 (comparer à : 1 de la fig. 2) marque le secteur qui détermine la vicariance des formes boréales et australes, respectivement, du genre *Erica*; le triangle 2 (comparer à : 2 de la fig. 2) indique la région (Mac I'herson-Moclesay [chevouchement]) où le genre *Rhododendron* atteint le point le plus méridional de sa distribution. La ligne chevilée suit la « piste » (« track ») de *Primula* sect. *Floribundae* entre l'Éthiopie et les Himalayas (occidentaux). L'indigénat du genre *Erica* dans le Nouveau Monde est discuté, mais, pour nous, il est très probablement véritable.

AVERTISSEMENT GÉNÉRAL. — Les figures 1-4 n'ont aucunement pour objet de représenter des données exactes de distribution, localité par localité, etc. Elles ont comme but essentiel de mettre en valeur des notions biogéographiques et des rapports de répartition (sur une grande échelle). Une monographie minutieuse de tel ou tel autre genre n'est pas par elle-même un exposé biogéographique. L'une et l'autre discipline ont droit à leur méthode, à leur langage, à leurs symboles, etc., sans pour cela s'exclure, car la distribution comme telle (chorologie actuelle) est toujours à la base de la répartition comme telle (chorologie dynamique) (voir le texte). Pour ce qui est de notre emploi de cartes dans la Projection de Mercator, voir : *Space* : 565, note.

alors même que les graines de ces plantes sont susceptibles d'être aisément « transportées » par le vent, l'eau, les oiseaux migrateurs, etc. : 3) La question qui vient d'être posée n'est aucunement un exercice académique¹. En effet, c'est non seulement en Méditerranée que s'entre-

1. C'est bien une des questions-clés de la biogéographie scientifique. Par exemple (*Man.* : 169-170) : le genre *Vaccinium* paraît ne pas dépasser au sud la Bolivie, et est notamment absent de la Région Magellanienne. Ce genre est « dormant » à Madagascar et en Afrique orientale. Si l'on a présentes à l'esprit les migrations australes et boréales des oiseaux de bales, la question des limites de *Vaccinium* vaut bien la peine d'être étudiée sérieusement. Il est vrai que la « phytogéographie » orthodoxe s'en tient — toujours avec DARWIN — à la doctrine que les « moyens de transport » sont « mystérieux » dans leur action. Inutile donc d'insister. Ce qui est utilisé aux fins

croisent les « pistes » des Bruyères et des Azalées, mais — ainsi qu'on le voit pour *Primula* sect. *Floribundae* (*Panbiog.* 2a : 27, fig. 122; voir fig. 1) — des échanges de flore et de faune sont possibles entre les Himalayas et l'Ethiopie au long des montagnes de l'Arabie méridionale. Comment donc a-t-il pu se faire que les aires des *Erica* et des *Rhododendron* se soient conservées telles que nous les connaissons?

Pour autant que nous le sachions, des questions de cette nature ne rentrent pas dans la « philosophie » de la biogéographie de l'école de DARWIN, etc. En fait, nous ne serions aucunement surpris si quelqu'un de cette école (voir la note précédente) nous reprochait de soulever des questions insidieuses. Pourrait-on oublier que, par exemple, les Hamamélidacées (*Princ.* 1a : 287 et s.) ont pu « envahir » à la fois la Méditerranée (*Liquidambar*) et l'Afrique orientale (*Trichocladus*, *Dicoryphe*), à partir d'un centre de gravité nettement situé dans le sud-ouest de la Chine? Comment négliger les Hamamélidacées fossiles de l'Europe Tertiaire? Si les Hamamélidacées s'écartent complètement des *Erica* et *Rhododendron* par leurs migrations, c'est bien que la distribution, que nous prétendons être régie par des lois simples, est au contraire nettement capricieuse et due aux hasards du climat, des vents, des moyens de transport, etc.

Nous avons soumis à une analyse répétée toute une série d'objections de ce genre dans l'ensemble de nos travaux. Pour ne pas revenir sur ce qui a été dit, et redit, dans ces examens critiques, nous nous bornerons ici à quelques observations de principe, soit : 1) L'exposé des faits naturels n'est jamais insidieux; 2) *Ces faits s'intègrent en obéissant à des lois, jamais ils ne se contredisent.* Celui qui ne le croirait pas fera bien de se documenter à fond. S'il manque de méthode pour ce faire, les faits eux-mêmes n'y peuvent rien, moins encore ceux qui s'efforcent de les examiner en dehors de tout parti pris. Il nous paraît certain, pour en finir, que la biogéographie qu'on nous oppose d'après des thèses soi-disant orthodoxes pêche autant par un excès de théorie que par une absence marquée de contact familier avec les faits de la distribution. C'est à regretter car la science y perd.

En revenant ici à des *faits d'observation* (voir fig. 1) nous remarquons : 1) La limite méridionale de la distribution de *Rhododendron* est atteinte dans une région de l'Australie orientale (« Macpherson — Macleay Overlap » des phytogéographes australiens; *Space* : 153 et s.), qui est un nœud foncier (*op. cit.* : 169, fig. 42, par exemple) de la biogéographie mondiale. On se demandera une fois de plus comment il a pu se faire que le genre *Rhododendron* ait « raté » au sud l'Australie orientale, la Tasmanie, etc., à partir de ce nœud alors qu'il a pu atteindre au nord l'Himalaya, le Caucase, les Alpes? 2) C'est entre le Tanganyika et le Kénya que se fait le partage entre les Bruyères de type « européen » et « sud-africain ». C'est toujours de là que l'*Erica arborea* part vers le Tibesti, les Pyrénées

de cette « science fait le sujet d'après censures, de prises de position autoritaires, etc... Ce qui ne sert pas est « mystérieux » par définition, et par là forcément à mettre hors de question. On n'a rien connu de pire dans les couvents du Haut Moyen Age.

et les Cévennes. Cette région est aussi particulièrement importante pour la phytogéographie des *Olea* (*Princ.* 1b : 1539 et s.), et marque un centre capable de dévier les « pistes » d'une foule de plantes (et d'animaux) vers l'Océan Indien (*Princ.* 1b : 1232, fig. 161; *Space* : 85, fig. 25; *Rev. Bryol. et Lichénologique*, 31 : 14, fig. 1, 1962; *Panbiog.* 2a : 298, fig. 157 A; etc.), par tout un réseau de voies de distribution (*Space* : 82, fig. 24; 201, fig. 47) qui, étant évident, se passe de commentaires. C'est toujours un fait d'observation que ce réseau (comme ses homologues dans le monde entier) n'obéit aucunement aux limites de la géographie courante, ce qui prouve qu'ils doivent leurs assises aux géographies des temps révolus. En effet, si la carte de nos jours fait toujours foi de la distribution de notre monde, elle ne l'explique très souvent pas. Celui qui veut en rechercher la raison doit se rapporter forcément aux ancêtres du monde vivant de notre époque et à leur géographie, et disposer d'une méthode d'analyse (et de synthèse) qui permette de les rattacher par l'espace, le temps et la forme à la vie et à la géographie contemporaines. C'est à prendre ou à laisser.

Il suffit de jeter un coup d'œil sur la distribution des Magnoliacées

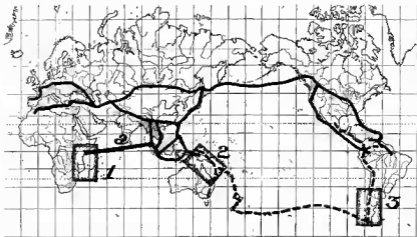


Fig. 2. — La répartition des Fagacées et des Magnoliacées s. l.

OBSERVATIONS. — Les « Portes de l'Angiospermie » : en 1 (Africaine), 2 (Polynésienne), 3 (Magellanienne). Le trait a, indique la relation normale entre 1 et 2 par la voie de l'Océan Indien (de nos jours : voir fig. 4) ; les Bombacacées en sont un exemple classique. La « répartition » des Fagacées et des Magnoliacées ne suit évidemment pas ce trajet. La vicariance entre les Fagacées et Magnoliacées boréales (trait continu : *Fagus*, *Magnolia*, etc...), et les australes (trait interrompu : *Nothofagus*, *Drimys*, etc...) se situe à la « Porte Polynésienne ». (2). On remarquera que, tout comme les Ericoïdées et les Rhododendroïdées (voir fig. 1) se chevauchent en Méditerranée, les Fagacées et Magnoliacées se chevauchent dans le Nouveau Monde (*Quercus* (boréal) atteint la Colombie, *Magnolia* et *Talauma* (boréaux) les Antilles et le nord de l'Amérique Méridionale (leur distribution est toujours assez mal connue dans ce secteur); *Drimys* (austral) est indigène au Mexique), sans pour cela amener une conclusion des aires (les Fagacées et les Magnoliacées américaines australes sont à attribuer pour leur provenance à la porte Magellanienne). Bien que nombreuses dans le détail (voir le texte), les différences de distribution entre les Fagacées et les Magnoliacées de nos jours sont secondaires par rapport à l'homologie primaire de la répartition de ces grands groupes.

sensu lato et sur celle des Fagacées (fig. 2) pour constater, comme simple *fait d'observation*, qu'il s'agit d'homologues¹. C'est bien dans le Pacifique occidental, aux environs de la Nouvelle-Guinée en général, que se fait le partage entre les formes boréales et australes de ces grands groupes d'Angiospermes. Ils atteignent l'Amérique méridionale au Chili dans un secteur d'importance marquée en raison du fait que des « migrations » de type « antarctique » (*Man.* : 57; voir aussi *Panbiog.* 2b; 1526, fig. 271; *Space* : 540, 540 note²) se présentent dans environ 40 % des familles d'Angiospermes, ainsi que chez bon nombre de Conifères et Cryptogames³.

Il nous paraît inutile de continuer cet exposé. Ce que nous venons de dire, et l'ensemble de nos travaux, justifient à notre avis les conclusions que voici : 1° Certaines régions du monde contemporain jouissent d'une situation privilégiée au point de vue de la distribution végétale et animale — 2° La survivance et la formation au sens biologique, et l'histoire géologique en général en sont la cause principale. La vie et la terre ont évolué ensemble — 3° Parmi ces régions il en est trois d'importance majeure, à savoir : a) le secteur Kenya-Madagascar-Mozambique; b) le secteur Philippines-Nouvelle Calédonie-Florès-Soemba; c) le secteur Terre de Feu-Chili central⁴ — 4° Ces régions déterminent des cassures

1. Les chênes atteignent aujourd'hui encore l'Afrique du nord-ouest alors que les Magnolias s'arrêtent aux Indes, etc... On remarquera toujours que l'Europe tertiaire (*Princ.* 1b : 1175, note) ne manque aucunement de Magnolias. Les différences que nous venons de souligner sont donc d'ordre purement secondaire, car la distribution vivante et la distribution fossile s'intègrent sans s'exclure ni se contredire. Ce qui vit aujourd'hui sera fossile demain. Une carte qui, sans contenir, et pour cause, aucune intention en notre faveur, démontre d'une manière frappante comment la distribution vivante du genre *Nipa* s'intègre et s'enchaîne avec la distribution fossile (voir aussi *Man.* Fig. 11, *Panbiog.*, 2b : 1380 ff., fig. 268 B; etc.) est à mettre au crédit de TOLMATCHEV, A. I., *Osnovy Ucheniya ob Areatakh* : 86, Fig. 41, 1962. Cette carte, comparée à notre fig. 2, suffit à établir comme *fait d'observation* que la distribution de ce Palmier est l'homologue de celle des Fagacées et des Magnoliacées de l'aire boréale. On rapprochera sans peine le *Nipa* fossile au Sénégal et le *Quercosylon* (*Furon*, *Géologie de l'Afrique* : 97, 1950) fossile au Tindouf.

2. La biogéographie courante en France aujourd'hui n'est souvent que l'écho de celle admise presque par devoir au-delà de l'Atlantique (voir, p. e., *Panbiog.*, 2a : 47). Cette dernière est fort peu disposée, par principe, à reconnaître l'importance des « migrations antarctiques », ou du moins, tend (voir e. p., SIMPSON, *Proceeds. Sixth Pacific Congress* : 755, 1940) à les amoindrir autant que faire se peut (SIMPSON, *op cit.* : 767 : [« The existence of an Antarctic migration route at present... merely is a complicating and unnecessary hypothesis additional to other hypotheses for which there is more better evidence and which are adequate to explain the facts so far as these are now [sic] capable of explanation »; voir aussi DARLINGTON, P. J. Jr., *Zoogeography* : 603 et s. 1957). Nous sommes, nous, d'un avis bien différent (voir tous nos travaux) en principe et par méthode.

3. Nous avons appris au cours de notre récent voyage en Europe (août-décembre 1963) que le « *Quercus guppyi* (voir, p. e., *Panbiog.* 2a : 737 note) est en réalité une Lauracée. Cette rectification ramène la limite méridionale des vrais Chênes — fixée par nous par erreur à l'île d'Oma (archipel de Salomon) — vers les Moluques. Elle ne change en rien d'essentiel la phytogéographie des Fagacées telle que nous l'avons établie. L'opinion, malheureusement fort courante, qu'on doit admettre en principe, que la biogéographie dépend de la classification (voir *Panbiog.* 1 : 1007 (index : *Biogeography-Biogeography vs. classification* (67 références); *Space* : 190-191, 288; etc...) est clairement fautive.

4. Naturellement, les limites que nous indiquons d'après la géographie contemporaine, n'ont qu'une valeur approximative. Des analyses particulières à chaque secteur (voir, par exemple, *Man.* : 548 et s.; *Panbiog.* 2a : 741, fig. 226; *Space* : 517 etc...) apportent des précisions intéressantes que nous ne pouvons discuter ici.

d'aire, altèrent les grands courants de la distribution, marquent des centres de formation importants, etc. — 5° Les faits qui en découlent, autant en général qu'en détail, ont été souvent reconnus. On lira avec fruit, par exemple, les observations d'AUBREVILLE dans son excellent travail, *Contribution à la Paléohistoire des Forêts de l'Afrique Tropicale* : 41, 1949, au sujet de la pauvreté relative de la flore boréale occidentale. TOLMATCHEV, dans un ouvrage cité plus haut : 72, figure 32, fait état des rapports frappants qui relient le nœud Africain au nœud Pacifique en leur assignant d'après les Pandanacées des limites qui se rapprochent clairement de celles que nous avons indiquées¹ — 6° En soulignant l'importance des régions sur lesquelles nous avons plus haut attiré l'attention, par des appellations qui peuvent paraître trop imagées (Porte Africaine de l'Angiospermie; Porte Polynésienne de l'Angiospermie; Porte Magellanienne de l'Angiospermie) nous avons fort probablement nous-même contribué à l'opinion de ceux qui ont pris notre œuvre pour une « théorie ». Nous regrettons cependant qu'elle ne corresponde en rien à notre pensée. Les Portes en question correspondent à des données qui n'ont en elles-mêmes rien d'hypothétique, et que nous avons pu confirmer en principe, fort souvent même dans le détail, dans tous nos travaux postérieurs à 1952 — 7° En mettant en lumière des données élémentaires de biogéographie scientifique telles que l'existence de régions privilégiées, de relais qui les relient d'une manière régulière, etc., on pose en effet des jalons pour l'analyse détaillée de questions particulières. La biogéographie n'exclut aucunement la coopération avec des sciences telles que la climatologie, l'écologie, la systématique, etc. Elle leur fournit, bien au contraire, un cadre de notions d'ordre très général, et par ce fait même susceptibles de développements dans de nombreuses directions intéressantes à titre égal l'évolutionnisme, la géologie, la morphogénie, etc. La biogéographie est donc une science fondamentale, indépendante de plein droit, se résumant en fin de compte dans un mode de pensée sur tout ce qui se rapporte à l'espace et au temps dans l'évolution biologique. Comme toute autre science exacte, la biogéographie est susceptible de réduction à des énoncés d'apparence simpliste et fruste (par ex. : la terre et la vie ont évolué de pair; les lois de la distribution sont en principe les mêmes pour les plantes et les animaux, etc.). Cependant, ces apparences sont, comme d'habitude dans les sciences, trompeuses. Mis en œuvre avec sagesse, ces énoncés conduisent à des déductions qui atteignent degré par degré de plus en plus loin et de plus en plus profond. Ce qui est regrettable est que, dans les milieux hostiles à la pensée indépendante, ce qui est simple, et par suite forcément peu pompeux, est rejeté aussitôt comme sans intérêt.

1. Il est à regretter, croyons-nous, que TOLMATCHEV se soit presque exclusivement borné dans son *Etude des Principes des Aires* (« Osnovy Utchenya ob Arealakh ») à ces considérations d'intérêt Euro-asiatique. Ce qui est concevable et suggestif dans une œuvre destinée à l'enseignement dans une partie du monde est moins compréhensible sur le plan mondial lorsqu'il s'agit de principes.

C. LA FORMATION VICARIANTE

Nous empruntons aujourd'hui très volontiers à AUBRÉVILLE (*Contr. Paléohist. Forêts Afrique Trop.* : 32, 1949), un texte dont nous eussions bien voulu avoir pris connaissance avant 1952. Le voici : « Il y a des espèces d'une « grande pureté de lignes », mais plus souvent des espèces « floues ». L'unité systématique la plus vraie, la plus naturelle, quand il s'agit de ces dernières espèces, est le groupe de séries homologues... On ne peut bien comprendre vraiment toute la réalité de ces unités floristiques naturelles qu'en faisant apparaître en outre leur filiation phylétique. Ces formes : espèces de toutes classes, variétés, races, sont évidemment des branches issues d'une même souche, ramifiées, à des âges qui peuvent être très divers ». Plus loin (*op. cit.*, 34), les mêmes idées sont exprimées en ces termes : « La véritable unité naturelle est la chaîne de formes homologues plus ou moins séparables, dont quelques chaînons très anciens peuvent être cependant parfois détachés. »

Nous demanderons à nos lecteurs d'observer très soigneusement, et avant tout, que les quelques lignes — très simples en apparence — que nous venons de citer sont d'une importance capitale pour plusieurs sciences à la fois, dont elles invoquent automatiquement la synthèse. Ces sciences sont : 1° Naturellement, la biogéographie (panbiogéographie); 2° L'évolutionnisme; 3° La systématique approfondie et la classification taxonomique; 4° La géologie du présent et du passé et, par contre-coup, l'écologie et la climatologie dans leur acception la plus large. Bref, il est question ici des rapports de l'espace, du temps et de la forme. Ce qui est tout aussi clair est que ce n'est évidemment pas nous qui avons « inventé » la « panbiogéographie », même si l'on consent à nous faire crédit, peut-être avec raison, de l'avoir développée.

Il est très difficile d'appliquer avec succès à la botanique des idées, pourtant si heureusement exprimées par le savant que nous venons de citer, mais il n'est guère difficile d'en tirer ce qui convient lorsqu'on s'occupe de la zoologie. On sait, par exemple, que la Colombie — terre de géologie violemment mouvementée pendant le Tertiaire — est par rapport à sa superficie environ sept fois et demie plus riche en formes d'oiseaux que le Brésil. On sait, également, que des passereaux qu'on croit couramment être très « récents », tels que les Mésanges, les Pipits, etc., existaient en fait presque tels que nous les connaissons aujourd'hui à la fin de l'Eocène ou au début de l'Oligocène¹. Il n'est donc en rien étonnant que, « happés » par une vive orogénèse après l'Eocène, nombreux soient les « groupes » de passereaux colombiens qui ont donné naissance

1. Les affirmations qui ne sont pas appuyées de références dans cet article, le sont amplement dans tous nos autres ouvrages. Voir, par exemple, pour ce qui est de l'âge de fossilisation des petits oiseaux cités ci-dessus : HOWARD, H., *Fossil Evidence of Asian Evolution* (This Ibis 92 : 1 et s. 1950); se reporter en outre à : *Panbiog.* 1 : 33-34, 319, note, 323, 329, 619-620, 790, etc...

à de nouvelles sous-espèces, voire même espèces ou genres, par néo-formation échelonnée au long des Andes d'aujourd'hui, pic par pic, massif par massif. Il arrive, naturellement, que ces néo-formations puissent souvent faire corps, en taxonomie, avec des groupes qui n'appartiennent pas aux Andes mais sont toujours issus d'ancêtres communs (voir par ex. *Panbiog.* : 301, fig. 36, 299-301; se rapporter aussi à : *Space* : 247; etc.). Il est évident que des néo-formations de ce genre ne sont pas exclusivement propres aux Andes ni en général aux montagnes bordant des géosynclinaux particulièrement actifs pendant le Tertiaire. On les retrouve en effet sur les vieux grès du Système du Duida-Roraima (*Zonotrichia* : voir, par ex., *Panbiog.* 1 : 358 note), sur les îlots côtiers des Fidji (*op. cit.*, 2b : 900, fig. 248), en Nouvelle-Guinée (*Space* : 117, 274 note; etc.), aux Galapagos (*Space* : 617, fig.). En fait, ce que nous avons appelé *distribution horstienne* (voir les index de nos travaux 1958-1962) n'est qu'une phase de la formation que nous venons sommairement d'indiquer¹. La terre et la vie ont évolué de pair.

La vicariance² frappante qui, parmi les mondes biologiques, fait un tout — géographique, écologique, etc. — des formes (sous-espèces, espèces) d'évolution récente (p. ex. Mammifères, parseriformes) et place ces formes dans les cases de véritables mosaïques, a attiré de bonne heure l'attention des zoologistes. DARWIN lui-même s'en rendit compte, du moins pour ce qui était des animaux des Galapagos (*Space* : 609 et s.), pas plus tard qu'en 1839. KLEINSCHMIDT en fit une question fondamentale (*op. cit.* : 179 et s.) en 1897. Aujourd'hui tout le monde est d'accord en zoologie pour admettre que des formes vicariantes par l'aire géographique, la morphologie, etc., et qui peuvent être rapportées à un ancêtre proche et commun n'ont aucun titre à être admises comme espèces légitimes. Ce ne sont, au contraire, que des sous-espèces d'une espèce « polytopique », dont le type de nomenclature et le type physique sont représentés par la sous-espèce et l'échantillon les premiers connus. On désigne également en zoologie du nom de « super-espèce », un ensemble d'espèces alliées à un proche ancêtre qui leur appartenait en commun

1. Dans le cadre d'un cours universitaire, ce que nous venons d'exprimer en quelques mots formerait le sujet d'un cycle de conférences d'intérêt égal pour la biogéographie et l'évolutionnisme. Nous regrettons de ne pouvoir développer le sujet ici.

2. Ce terme est loin d'être inconnu des naturalistes français (voir, p. e., la mention d'« espèces vicariantes » par AUBRÉVILLE, *op. cit.* : 29). Nous nous devrions d'y apporter des précisions d'ordre biologique et sémantique, malheureusement impossibles à formuler ici. Sommairement (voir aussi la fig. 3) : lorsque l'aire d'une forme ancestrale A se morcelle par évolution locale autour de centres de différenciation (massifs montagneux, lacs, steppes, forêts, etc.) particuliers aux descendants de cette forme, soit, a, b, c, d, il en résulte que a, b, c, d., sont vicariantes (ou se substituent) au sein de l'aire ancestrale, chacune de ces formes s'en tenant, en principe, à l'aire de son origine à l'exclusion de toute autre. Il est facile de comprendre que les formes vicariantes sont souvent dénommées au gré des auteurs, formes de remplacement, formes géographiques, formes biologiques, etc... Quoique courante, cette synonymie prête à équivoques, car la vicariance en tant que telle est souvent fort nuancée. Voir, par exemple, « wing dispersal » (*Space* : 29, 99, 121, 192, etc...). Il nous paraît presque inutile de remarquer que, en principe, la vicariance est bien loin de s'appliquer seulement aux espèces et sous-espèces. Par exemple : le genre *Nothofagus* (austral) est vicariant avec le genre *Fagus* (boréal) au sein des Fagacées (ou Fagales).

(c'est, dans une certaine mesure du moins, la série et la section des botanistes).

Il va de soi que l'« espèce polytopique » et la « super-espèce » ne sont pas toujours une « panacée » absolue, et que des litiges taxonomiques ne manquent pas même dans la zoologie des animaux supérieurs (Mammifères, Oiseaux, etc.). Il est d'autre part certain que l'« espèce floue » est par définition une sous-espèce en zoologie, ce qui simplifie beaucoup les choses et les idées.

En botanique, l'espèce polytopique existe tout aussi bien, ce dont font foi les textes que nous avons cités. Néanmoins, elle se « voit » plus difficilement, car il faut avoir des idées très nettes sur une foule de questions et une longue pratique pour les distinguer clairement. En outre, les habitudes toujours admises en botanique, quoique déjà condamnées en zoologie, s'opposent à ce que la révolution de KLEINSCHMIDT se fasse sentir vivement au-delà du monde des animaux. On y viendra, naturellement, mais il faudra attendre, peut-être très longtemps encore. La botanique est sous beaucoup de rapports une science de tout repos.

Nous avons souligné jusqu'ici surtout la partie historique et taxonomique de la *vicariance* (ou, si on le veut bien, de la *formation vicariante*), et il nous reste à la considérer au point de vue de la biogéographie et de l'évolutionnisme, ce qui est pour nous ici de beaucoup le plus important.

Supposons qu'un groupe ancestral A donne lieu sur son aire à la formation de sous-groupes divers ainsi que le montre notre schéma (fig. 3), et remarquons ce qui suit : 1° — Le processus de formation est en soi-même fort clair. C'est en effet un morcellement par évolution hétérogène, de telle sorte que son déroulement est facile à saisir; 2° — Il en est tout autrement des causes de ce processus. S'il est certain que le milieu est un facteur d'évolution, il n'est pas moins certain (voir *Space*, dans l'ensemble) qu'on n'a jamais vu des Pinsons évoluer en tendant à devenir des Merles; 3° — Pour paradoxal que cela puisse paraître, le fait est que la *formation vicariante exclut par elle-même la migration*. En se reportant à notre figure 3, on verra sans peine que les sous-groupes *a, b, c...* en cours de formation au sein de A n'ont eu aucun besoin d'émigrer pour atteindre leurs localités : ils y sont nés. Naturellement, si cela est vrai des sous-groupes *a, b, c...* cela doit être vrai des groupes A, B, C... Le groupe A, dont sont issus *a, b, c...* est lui aussi né sur place, et ainsi de suite; 4° La notion de *centre d'origine* est en principe la même que celle d'aire. Le *centre d'origine* de A, ou de *a*, est le secteur de formation de ces unités, ce qui revient, en principe, à leur *aire initiale*.

On nous dira que tout ceci est fort osé, mieux encore, absurde pris au pied de la lettre. En effet, pouvons-nous ignorer que des plantes telles que les *Galinsoga* spp. ont fait la conquête de presque toute la terre en très peu d'années grâce à une dispersion par émigration très active? L'émigration fait donc partie évidente et essentielle de la distribution géographique, et toute prise de position qui amène à en douter, pire encore à la nier, est, dira-t-on, à condamner par définition.

Cette objection oublie l'essentiel, ainsi que c'est couramment le cas

pour les objections de la « zoogéographie » et de la « phytogéographie » soi-disant classiques et orthodoxes. C'est un fait que dans les mondes

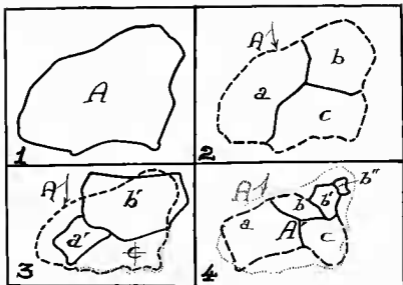


Fig. 3. — Vicariance et origine des unités : 1, Aire de l'espèce ancestrale A (ou du taxon en général); 2, Dans son contour, et en des lieux particuliers (montagnes, forêts, steppes, etc...) s'individualisent trois centres de formation a, b, c, qui accusent de la vicariance (et occupent des places propres et distinctes) dans l'aire ancestrale. L'espèce A tend à devenir « polytypique »; 3, l'espèce A est définitivement « polytypique » par deux sous-espèces a' et b', c s'est éteinte; la vicariance très nette des débuts (voir (2)) est modifiée par des changements des aires subspécifiques par mobilisme positif (b' : aire d'origine augmentée) ou négatif (a' : aire d'origine amoindrie); 4, la sous-espèce a' est devenue une espèce A' qui se morcelle à son tour en trois, a, b, c (répétition du processus de (2)); b et b'' sont vicariantes, comme formes-îles de b' (voir (3)).

OBSERVATIONS. — L'objection, très acceptable en apparence, qu'il est impossible de suivre objectivement à l'état naturel les passages de (1) à (4), ce qui les rend purement théoriques, est mal fondée en fait. Remarquons que : 1° L'analyse exigée par la biogéographie scientifique ne doit pas commencer par le stade (1), mais par le stade (4), dont les données de distribution sont connues, puisqu'elles existent dans le présent; 2° La conception du processus de formation comme tel est l'essentiel; le cas particulier s'interprète dans le cadre de ce processus, et est à analyser comme tel (comme cas particulier d'un processus général d'après les données de fait qu'il livre; ces données ne peuvent être en contradiction avec le processus fondamental. Ce processus détermine dans tous les cas les rapports du temps, de l'espace et de la forme (vicariance, mobilisme, immobilisme, moyens, émigrations, etc...) qui doivent être bien admis par principe dans une vraie science de la biogéographie; 3° La formation vicariante, d'autant plus évidente qu'elle est plus récente, est attestée objectivement à un point tellement bien marqué qu'elle apparaît comme une nécessité, et que la zoologie l'a érigée en principe fondamental de sa classification et de sa notion d'espèce, de sur-espèce etc... depuis plus de cinquante ans. La botanique est aujourd'hui en voie de se rallier aux mêmes idées; 4° En conclusion, les stades de la fig. 3 (1) à (4), peuvent nous être inconnus, en partie, dans un cas particulier (certainement pas si c'est le stade (4) que l'on considère), aucunement dans le cas général. Ils ne sont donc pas théoriques par essence, mais uniquement par non-accessibilité.

biologiques stabilisés depuis longtemps, et soumis à des conditions d'ambiance qui ne varient pas, ou presque pas, les associations sont stables, chaque forme animale ou végétale y occupe une place déterminée, et l'excès des naissances sur les décès est virtuellement nul. Dans ces conditions - - qui ont été largement celles des époques géologiques particu-

lièrement tranquilles — l'émigration n'entre pas, ou presque pas, en ligne de compte, et l'histoire du groupe et celle de son aire (*Space* : 230 et s., 243) se confondent.

Les choses se passent de tout autre façon lorsque les conditions d'ambiance varient soit par des causes artificielles (incendie, défrichement, etc.), ou naturelles (changement de climat, orogénèse, érosion, etc.). La vie inféodée à des climats rigoureusement déterminés et incapable d'adaptation ultérieure, est balayée, et sa place est prise par des formes à grand pouvoir d'extension, à tendances ubiquistes. En cas d'incendie par l'homme faisant brèche, par exemple, dans une sylvie tropicale de montagne, les changements que nous venons d'indiquer sont observables dans le courant de quelques mois, la destruction elle-même pouvant être presque instantanée, « liquidant » en peu d'heures tout un monde de formations et d'associations remontant, en principe, au début du Cénozoïque, en d'autres termes, vieilles de bien des millions d'années. Avec infiniment plus de lenteur, mais tout aussi certainement, les changements d'ordre géologique et climatique altèrent la face du monde. La vie et la terre évoluent de pair, et ceux qui opposent le fossile au non-fossile en s'imaginant que la *biogéographie*¹ est désarmée sans le secours du premier se trompent formellement. Les nombreux milliers de données de distribution dont nous pouvons aisément prendre connaissance dans les pages, par exemple, de PETERS, Check-List of Birds of the World, dans la Faune de l'Empire Français, etc., appartiennent à la zoologie contemporaine et tout aussi bien à la paléontologie du futur. Pourrait-on penser que la logique des choses valable pendant le Crétacé, par exemple, est périmée aujourd'hui? A ceux qui diraient *oui*, nous dirons *non* dans l'assurance d'avoir raison.

Le cours de l'évolution dans l'espace et le temps englobe donc en principe deux sortes de phases, les unes d'*immobilisme*, les autres de *mobilisme*. La mauvaise herbe qui aujourd'hui s'empare de continents entiers en peu d'années par de violentes émigrations, quel que puisse en être le moyen, est, naturellement, dans un paroxysme de *mobilisme*. Néanmoins (*Space* : 220 et s.), comme toute autre chose de la nature vivante, cette même mauvaise herbe est appelée à revenir à une aire située là où elle a pris naissance par un processus normal de vicariance. Rien n'est issu de rien, et tout ce qui est issu l'est conformément à une loi. S'il est vrai qu'une mauvaise herbe *parait* n'obéir qu'au caprice du hasard, il est encore plus vrai que ce hasard obéit lui-même à des règles établies dans le cadre de la nature. C'est toujours par la considération des moyennes qu'on apprécie en science les exceptions.

1. Nous soulignons. Essentielle au point de vue de la phylogénie, de la morphogénie, de l'évolutionnisme de la forme, la paléontologie zoologique et botanique ne l'est toujours pas fondamentalement au point de vue de la *biogéographie*. Voir, par exemple, *Panbiog.* 2b : 1169 et s., 1609 et s., 1611 et s., etc... Nous connaissons (voir tous nos travaux à partir de 1958) d'excellents paléontologistes qui sont des biogéographes peu sûrs, et des évolutionnistes dont la logique s'accommode très mal des faits (*Space* : 657 et s., etc...) dès que des théories chères sont mises en cause. Savoir n'est toujours pas s'entendre.

Tâchons maintenant de résumer ce que nous venons d'exposer, en quelques simples formules. Les mathématiques de l'infini reviennent, si nous sommes bien informé, au principe (*Space* : 685), que dans ses limites, une classe a pour propriété essentielle que le tout n'est pas plus grand qu'une de ses parties. L'étude de la vie dans l'espace et le temps, n'est pour l'*Homunculus*, guère loin de l'infini. Même si elle ne l'atteint pas, elle peut se trouver bien, elle aussi, de quelques notions qui évoquent tantôt cette science exacte mais paradoxale, tantôt les axiomes de M. de La Palisse.

On confond très souvent la *distribution géographique* avec la *répartition*. Il est presque impossible de distinguer l'une de l'autre dans le langage courant (*Space* : 15, note 2), mais nous croyons y voir deux notions différentes. La *distribution*, comme fait, est donnée en indiquant un taxon et une localité. Par exemple, la *distribution (géographique)* d'une certaine espèce de *Croton* au Vénézuéla nous est suffisamment connue par la formule : *C. speciosus* Muell.-Arg., Cerro del Avila (Caracas). La *répartition* est, pour nous du moins, autre chose. Le *Croton* en question fait partie d'un ensemble d'espèces du genre en Amérique Latine, et la situation qui lui revient par l'espace, dans le temps (Cerro del Avila), et la forme (espèce *speciosus*) ne peut être bien estimée qu'à la condition de fixer celle de ses alliés en Colombie, Pérou, etc. Toute plante et tout animal fait donc partie d'une *série* dont les rapports doivent être connus, partie par partie et dans l'ensemble, si l'on veut réellement expliquer sa biogéographie, qui, elle-même, n'est qu'une fraction de celle du monde vivant dans l'Univers du présent et du passé. Nous en concluons tout d'abord que l'explication à rechercher exige une *méthode d'analyse* de la distribution étendue à des *séries*. Les résultats de cette analyse livrent par déduction des principes et des lois valables pour la partie et pour l'ensemble.

L'étude de l'ensemble, c'est-à-dire de la *distribution par séries*, nous amène à schématiser la *répartition* par la formule analytique que voici : *Répartition* = *Translation* + *Formation*. Cette formule s'oppose à celle de la distribution qui est descriptive, et qui est, ainsi que nous l'avons vu : *Distribution* = *Localité* + *Taxon*.

Nous appelons *translation* le déroulement de causes et d'effets auquel est dû, par exemple, que le *C. speciosus* se trouve aujourd'hui à des centaines, si ce n'est à des milliers, de kilomètres de ses alliés. Ce que nous savons de la vicariance et de sa raison d'être empêche d'identifier la translation à l'émigration tout court. D'autre part, les rapports dans l'espace entre le *C. speciosus* et ses alliés impliquent des distances, et par là même un fait de transfert. C'est pour nous, la *translation*.

Par *formation* nous entendons le processus qui a déterminé l'établissement de telle, ou telle autre, unité de classification (taxon, en général; variété, sous-espèce, espèce, genre, etc., dans le cas particulier envisagé) sur un point quelconque de ce qui est aujourd'hui pour nous la carte géographique du Vénézuéla, de la Colombie, du Pérou, etc. Il nous paraît clair que la translation et la formation sont des *faits d'interprétation*,

alors que la localité et le taxon ne sont que des *faits d'observation*. Ces notions ne doivent pas être arbitrairement confondues. Interpréter des rapports entre des faits est tout autre chose que simplement voir les faits et les enregistrer.

Supposons maintenant que nous ayons affaire avec une orophile quelconque, plante ou animal, endémique de quelque cime des Andes, de Madagascar, de Bornéo, etc., au sein d'associations en état de climax. Inféodée à un milieu virtuellement statique, cette orophile n'émigre pas, et survit par remplacement de mort à vivant dans l'aire qui lui est propre. Sa répartition répond donc à la formule : Répartition = O (translation, ici dans le sens d'émigration) + Formation.

Une mauvaise herbe en cours de déplacement actif admet au contraire la formule : Répartition = Translation + O (Formation). Cette herbe émigre, en effet, sans pour cela devenir autre par la forme.

Ces formules n'ont rien de mathématique, ni même de très rigoureux. On pourrait leur reprocher, par exemple, d'entendre la translation et la formation d'une manière qui admet des nuances arbitraires au point de vue de la sémantique¹, etc. Plus encore, rien de la vie n'est jamais toujours stable ou toujours en mouvement, et ni le climax le plus certain ni l'« association » rudérale la plus fugitive n'échappent à cette loi. Ces formules fournissent néanmoins d'utiles rappels à la pensée, et — ce qui nous paraît essentiel — apportent de la lumière sur les rapports entre la « migration », le « centre d'origine », et les « moyens de transport » que ni DARWIN ni ses successeurs n'ont jamais su mettre au point.

En effet : la formation vicariante exclut, de par sa nature et son processus, des émigrations qui auraient été effectuées grâce à des moyens de fortune. Les « moyens de transport » que la biogéographie classique voudrait être mystérieux, etc., ne sont rien de tel. Une forme vit et se reproduit dans l'ambiance qui lui est naturelle en faisant appel à des moyens de dissémination². Si l'ambiance gagne en ampleur, ces moyens enboîtent le pas en se transformant en moyens de translation éventuelle. L'hypothèse des « moyens », échafaudée par la biogéographie classique, aboutit donc à un malentendu. Les *moyens de migration* d'une mauvaise herbe des champs du Vénézuéla, qui gagne du terrain sans arrêt au fur et à mesure que s'étendent les cultures, ne sont ni plus ni moins que les *moyens de survivance* qui permettent à cette plante de se maintenir, à son état d'origine, dans quelque poche héliophile sur les berges du Haut-Orénoque. Multipliés, ils ne cessent pas d'être ce qu'ils sont.

Il est d'autre part certain que, dans l'ordre de nature, le mobilisme entré dont certaines formes font preuve à un moment donné de leur

1. Nous pourrions répondre d'avance à de tels reproches, mais ce serait au prix de l'adjonction à cet article d'une « parenthèse » d'au moins quinze pages. Si notre œuvre est volumineuse, et si son contenu nous a parfois attiré l'accusation d'être fort apologétique c'est bien que, à notre âge, il vaud mieux prévenir les objections sans tarder.

2. Chez les animaux, ce sont des prises de territoire, des rassemblements, etc..., assurant la reproduction.

histoire ne peut durer indéfiniment. Les circonstances qui le favorisent s'affaiblissent tôt ou tard en raison de changements de climat, de géographie, de l'évolution biologique intrinsèque, etc. Tôt ou tard, le *mobilisme* cède à l'*immobilisme*, et le *processus de différenciation vicariante* reprend tous ses droits. S'il est vrai que certaines plantes aquatiques soient virtuellement pandémiques, et presque partout à caractères homogènes, il s'agit toujours de formes ayant atteint depuis très longtemps un très haut degré de stabilisation morphologique au sein d'un milieu en soi-même très mobile, essentiellement ubiquiste, et qui s'est au cours de tous les temps maintenu comme tel. Ces plantes ne contredisent pas la règle, car elles n'en sont qu'un cas très particulier. On pense contre la règle quand on veut, pour des fins théoriques, attribuer à ces distributions un sens qu'elles n'ont pas.

Nous admettons que les quelques notions que nous venons d'énoncer donnent lieu, dans l'immensité des temps et de l'espace, à des foules de cas particuliers (voir ci-dessus), qui peuvent paraître parfois franchement mystérieux ou contradictoires. En effet, par un choix approprié d'exemples, nous pourrions prouver à volonté que tout ce que nos lecteurs viennent de voir affirmer est absolument vrai ou absolument faux. La question n'est néanmoins pas là. Ce qui peut importer à un naturaliste est d'avoir sous la main une méthode d'analyse comparative par laquelle il lui soit enfin donné de comprendre la distribution en tant que répartition, c'est-à-dire d'après les facteurs de temps et d'espace qui régissent les destinées de la forme dans l'évolution organique. Cette analyse est dès le début impossible à ceux qui n'ont aucune idée de « moyens », « centres », « migrations », etc. autre que celle qui leur est fournie par des théories dont la popularité n'est assurée que par la compilation, l'autorité, ce qu'on dit, ce qu'on a écrit. Nous avons souvent rencontré dans nos lectures de brillantes idées qui n'ont rien donné faute de méthode, et par incapacité de secouer le jour de la tradition.

Nous retiendrons de l'exposé, hélas bien élémentaire, que nous venons de terminer, ce que voici : 1° — La formation des unités systématiques est, en principe et comme processus, vicariante, c'est-à-dire, elle se fait par morcellement au sein d'un groupe ancêtre commun aux descendants qui en dérivent; 2° — La migration, contrairement aux idées aujourd'hui reçues, n'est pas un facteur essentiel du processus de formation. La vicariance tend à l'exclure de par elle-même, car l'isolement est une condition primaire de la formation; 3° — Néanmoins, la migration a joué un rôle important en conquérant, à des époques et à des moments déterminés dans l'histoire de la vie, du groupe et de l'individu, des domaines sur lesquels la formation vicariante a repris ensuite tous ses droits; 4° — Les opérations de la vie ne sont jamais désordonnées et contradictoires. En aborder l'étude à l'aide de théories préconçues, de la compilation, des idées vagues, etc., est inutile. On doit s'efforcer de saisir l'ensemble avant d'essayer de placer ses parties dans la situation qui leur revient naturellement; 5° — La biogéographie vivante s'intègre au document fossile. Ce dernier ne peut contredire ce qu'enseigne la vie d'aujourd-

d'hui. Ce qui vit aujourd'hui sera fossile demain. La distribution et la répartition de nos jours sont des fonctions de celles du passé. Ce qui est révélé par la vie de nos jours a une valeur pour toutes les époques; 6° — Une connaissance exacte et étendue de la distribution comme fait d'observation est essentielle à la biogéographie scientifique. Cette science est une discipline indépendante; en effet, elle constitue une philosophie de la vie dans l'espace et le temps, qui donne aux autres sciences autant qu'elle en reçoit; 7° — Le but de la biogéographie scientifique ne consiste aucunement à faire des hypothèses ou à chercher des confirmations ou des réfutations de « migrations », « ponts », « moyens de transports », « origines », etc., dans les faits de la distribution. Ce qu'elle veut est l'analyse raisonnée de ces faits, quitte à en déduire, en général et dans le détail, ce qu'ils peuvent enseigner; 8° — Notre œuvre n'est qu'un bien mince début, et il est certain que nous avons fait nous-même de mauvaises applications de la méthode que nous soutenons. Cette méthode est néanmoins celle à suivre. En fait, nombreux sont aujourd'hui les naturalistes qui la suivent dans des cas particuliers (*Space* : 86) sans pour cela se rendre compte, nous le craignons, de sa valeur et de sa puissance comme méthode applicable à la généralité des cas.

D. LA RÉPARTITION DES BOMBACACÉES

Ce groupe est essentiellement pantropical sur une aire s'étendant du Mexique à la Nouvelle Calédonie par l'Afrique. L'alliance du *Bombax*, telle du moins que M. André ROBYNS la définit (Bull. Jard. Bot. Bruxelles 33 (1-2) : 1, 1963), couvre, à peu de chose près (fig. 4), la distribution de la famille. En attendant le résultat de travaux ultérieurs sur les Bombacacées Américaines, nous pouvons, grâce à l'aimable concours de M. André AUBREVILLE, compter sur les données suivantes pour ce qui revient au Vieux Monde : 1° — AFRIQUE : Pauvre en général. *Bombax* a 3 espèces (surtout occidentales; voir ci-dessous); *Rhodognaphalon*, 7 (2 occidentales, 5 orientales (Kénya-Mozambique)); *Ceiba*, 1, *Adansonia*, 1; 2° — MADAGASCAR : *Adansonia*, 6/7 espèces; *Humbertiella* n'est probablement pas de la famille; 3° — ASIE DU SUD-EST ET MALAISIE : *Bombax*, 8 espèces (voir ci-dessous); plusieurs genres des Durieés (considérées comme primitives : *Durio*, *Neesia*, *Coeloslegia*, *Campylstemon* (voir ci-dessous); 4° — AUSTRALIE : *Bombax* (*B. ceiba* var. *leiocarpum*) au Northern Territory; *Adansonia*, 2 espèces (région du nord-est), *Campylstemon*; 5° — NOUVELLE-CALÉDONIE : *Maxwellia*, 1.

En nous rapportant implicitement à nos travaux en général par souci de brièveté, nous signalerons tout d'abord quelques données importantes pour la répartition des Bombacacées : 1° — La pauvreté africaine est un fait connu, et assez répandu autant dans la phytogéographie

1. Les données que nous avons pu relever dans le beau travail de M. VINOT (La Végétation Canaque; Thèse Paris, 1956 (pp. 101, 189, 196) indiquent à notre sens un endémisme de très vieille souche.

(par ex. *Croton*) que dans la zoogéographie (*Panbiog.* I : 98 et s.) des grands groupes pantropicaux. On a remarqué (*op. cit.* : 216 note, 218 note, etc.) que les familles, genres, etc., qui sont endémiques de l'Amérique Tropi-

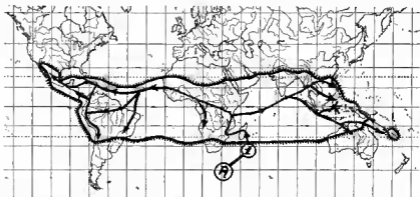


Fig. 4. — La répartition des Bombacacées.

OBSERVATIONS. — La distribution générale des Bombacacées est indiquée en trait denté. Les traits continus à l'intérieur de l'aire reproduisent pour l'essentiel ceux de la figure 61 de notre *Manual of Phylogeography*, 1952. Sont tirés de la même source, les cercles : 1° (« African gate »), A (« Main Center of angiospermous panorthral origins »). On remarquera que : 1° La figure 61 se rapporte (voir *Mon.*) en termes précis aux : « Trends in the dispersal of the Bombacaceae » (c'est-à-dire aux tendances générales dans la dispersion des Bombacacées), nullement à la distribution et à la répartition comme telles. 2° Le cercle A désigne très nettement le « centre principal de l'origine des groupes ancestraux (*genethra*) des Angiospermies », aucunement le centre d'origine des Bombacacées. Suivre ces indications d'après le texte.

cale font preuve d'un « pouvoir d'émigration » fort réduit hors de ce domaine. A notre avis, cela prouve seulement que l'indigénat du Nouveau Monde provient de quelques lignées très anciennes et jadis répandues à l'échelle mondiale. Nombreux sont les faits indiquant (voir par ex., *Princ.* I b : 1217, fig. 159) que ce qui fut jadis l'Afrique a été au cœur des répartitions ancestrales. Nous irions même plus loin : nous sommes persuadé que l'axe : Le Cap — Kazakhstan marque le berceau réel des Mammifères placentaires et des Passereaux « normaux » (c'est-à-dire, « non-mésomyodes »). Pour sa part, l'Amérique a fort heureusement développé nombre de groupes (par ex., les Passereaux mésomyodes) qui sont aujourd'hui peu nombreux en Afrique mais assez bien représentés une fois de plus dans l'Asie Sud-Orientale et la Malaisie. Toutefois, si le Nouveau Monde a vu prospérer ce que le Vieux Monde lui a jadis confié, tout se passe comme si l'Amérique n'avait donné origine à aucune des grandes souches de la vie « moderne » (n'oublions jamais qu'une Mésange très « moderne » est en fait un fossile vivant, vieux d'entre 50 et 80 millions d'années) ; 2° — Il est donc normal que la pauvreté Africaine soit compensée par l'abondance Américaine, et des développements parfois très importants aussi en Malaisie et, en général, dans l'Asie du Sud-Est. Le contingent Malais et Asiatique comprend souvent des endémismes

d'allure primitive. Bombacacées et Capitonidés (Piciformes) sont l'un et l'autre dans ce cas¹; 3^o — La carte de la répartition d'*Adansonia* par HUTCHINSON (Fam. Flow. Plts., 2nd ed., I : 253, fig. 1959) est accompagnée de la note suivante : « The distribution of the gaint-stemmed tree genus *Adansonia* (Bombacaceae) seems to indicate that the land masses of Africa, Madagascar and Australia were formerly in closer contact ». Nous sommes d'accord cette fois-ci (voir, d'autre part, *Space* : 91 ff.) avec HUTCHINSON : il est évident que la « Porte Africaine de l'Angiospermie » a joué avec la « Polynésienne » dans la répartition des Bombacacées, qui comportent par là même un élément « Gondwanien » nettement marqué. Nous ferons observer toutefois que la « Porte Polynésienne de l'Angiospermie » ne présente aucunement dans cette famille l'importance capitale qu'elle a, par exemple, pour les Fagacées, Magnoliacées (voir fig. 2), etc.; 4^o — Le « Centre d'origine » des Bombacacées est pantropical au sens le plus ample du mot. Nous ne saurions entamer une analyse des affinités de cette famille sans écrire pour cela de nombreuses pages, ce qu'il ne nous est point permis de faire ici. Sans pour cela souscrire à la systématique de HUTCHINSON (voir *op. cit.* : 110 (Tiliacées, Malvales) (se rapporter aussi à *Princ.* la : 436, fig. 50), nous sommes toujours de l'avis que, au sens phylogénétique du moins, les Bombacacées ont des attaches d'ordre très positif avec Malvacées, Scytopetalacées, Tiliacées, Sterculiacées, Flacourtiacées, Géraniacées, bref, avec le plus gros des Angiospermes. C'est donc d'ancêtres très éloignés des Angiospermes, et par mise au point et combinaison de caractères qui leur étaient particuliers, que sont issues les Bombacacées modernes². Il nous paraît très signifi-

1. Nous nous permettons de conseiller à ceux de nos lecteurs qui s'intéressent à la biogéographie scientifique — qu'ils soient zoologistes ou botanistes — d'analyser tout à fait objectivement la distribution des oiseaux Capitonidés. Il suffira de leur rappeler deux ouvrages : 1. RUPLEY, D. Dillon, *The Auk*, 62 : 542 et s. 1945; 2. PEREAS, J. L., *Check-List of Birds of the World* 6 : 24 et s., 1948. La méthode d'analyse à suivre est naturellement celle que nous préconisons (voir, p. e., *Panbiog.* 1 : 329 et s.). Nous ne croyons aucunement que ces oiseaux soient originaires de l'Asie, ainsi que le veut RUPLEY (*op. cit.* : 543). Il suffirait pour en douter de lire (*loc. cit.*) ce que cet auteur dit lui-même des Capitonidés du Nouveau Monde, et que voici : « One branch of relatively unspecialized barbets, having become isolated from the main group has evolved into two principal types in Tropical America ». Ce même texte se poursuit de la sorte : « Another branch, a relative of which is still found in Asia, has evolved into a series of types in Africa... Isolated and distinctive types appear in all three continental areas ». On lira enfin, *op. cit.* : 562, ce qui suit : « Within the family (Capitonidae) there are a limited number of characters such as bill form and plumage color patterns which reappear throughout in a variety of combination ». En conclusion : 1. Distribués à l'origine sur le Vieux et le Nouveau Monde presque comme les Bombacacées (ces oiseaux sont toujours absents — comme tous les Piciformes — de Madagascar et de l'Australasie, ce que nul zoogéographe n'a jamais su expliquer), les Capitonidés ont évolué par la combinaison constante d'un nombre limité des caractères ancestraux. 2. Ces oiseaux sont vicariants sur les trois aires, Amérique Tropicale, Afrique (où ils sont, comme par exception, plus nombreux), et Asie du Sud-Est avec la Malaisie Occidentale. RUPLEY propose une interprétation en contradiction avec les faits qu'il évoque en les croyant « originaires » d'Asie. Ce qu'il en dit, et ce que nous avons mis en lumière le démontrent avec évidence.

2. Si nous pensons que presque tous nos lecteurs accepteraient sans difficulté l'idée que les Bombacacées sont alliées aux Scytopetalacées, Malvacées, Sterculiacées et Tiliacées, nous sommes loin d'être sûr que beaucoup d'entre eux voudront croire à une affinité, par exemple, entre les Bombacacées et les Flacourtiacées, etc.. Pour nous

catif que la flore Malgache recèle des endémismes d'attribution délicate (voir aussi *Princ.* 1a : 760, note) entre les familles dont il vient d'être question; 5° — Naturellement, nous sommes sûr que les Bombacacées étaient déjà déterminées comme telles — ne serait-ce que par des « tribus » et des « genres » archaïques qui ont donné par la suite origine aux formes « modernes » — vers le Jurassique (*Space* : 230 et s., 287 et s., 358 et s., etc.). Même en admettant des migrations postérieures à cette époque durant des phases de mobilisme répétées, nous sommes toujours de l'avis que les Bombacacées archaïques n'étaient en principe pas moins répandues il y a environ 175 millions d'années que les Bombacacées modernes ne le sont aujourd'hui.

Ceci dit, nous pouvons nous livrer en bonne conscience à l'« auto-critique » de notre conception de la répartition des Bombacacées en 1952 (*Man.*, fig. 61; ici, fig. 4) sans pour cela risquer des « lavages de crâne », ni faire de la théorie pour ou contre nous-même.

Nous admettons que nous avons eu tort d'insister trop (nous soulignons, car c'est essentiel) sur un « main central of angiospermous genorhestral origins » *situé bien au sud de l'Afrique Méridionale*. Nous avons entendu combattre par là la théorie des « origines holarctiques » de la vie en général qui faisait rage aux États-Unis lorsque nous y travaillions, et avons commis l'imprudence de forcer notre point de vue par un graphisme outré. Néanmoins, si nous avons beaucoup appris au sujet de la « formation » à partir de 1952, nous sommes aujourd'hui encore persuadé que l'origine première de l'angiospermie est à rechercher dans les régions au sud de l'équateur (du moins qui y sont de nos jours); voir *Space* : 399, etc.), et à rattacher aux suites des Glaciations du Permo-Carbonifère.

Nous n'avons à l'heure qu'il est aucune raison de regretter d'avoir nettement indiqué la « Porte Africaine de l'Angiospermie » comme en relation avec la répartition des Bombacacées. Si nous croyons toujours que ces plantes n'ont pas « émigré » de Madagascar au Mexique et à la Nouvelle-Calédonie, cette « Porte » a très certainement joué un rôle d'importance (voir par ex., *Princ.* 1b : 1241, fig. 165, 1246, fig. 166) dans leur formation sur les pourtours de l'Océan Indien. Elle, et ses sœurs, n'ont rien à voir avec des « théories ». Ce sont les faits de la distribution eux-mêmes qui les signalent comme importantes pour la répartition.

cependant, cela ne fait point de doute. Les Prockiées, admises par BAILLON (que HURCHINSON suit) comme une simple « série » des Tiliacées, sont traitées par d'autres auteurs (voir, p. ex., METCALFE et CHALK, *Anat. Dic.* 1 : 123, 2; 1322, 1950) comme Flacourtiacées peut-être affines des Lacistémacées. On hésite toujours sur la question de savoir si les Paropsiées (*op. cit.* : 126, 679) doivent être attribuées aux Flacourtiacées ou aux Passifloracées. Enfin, par *Prockia* et *Parosia* on rattache Tiliacées et Passifloracées; des Tiliacées aux Malvacées, et de celles-ci aux Bombacacées, le pas n'est assurément pas long. Nous dirons donc : 1. Les affinités phylogénétiques, même assez proches, sont une chose et les affinités systématiques en sont une autre. 2. Les deux sont réelles (les premières surtout), mais on ne peut appliquer rigoureusement les premières aux secondes sous peine de proposer une classification impossible au point de vue pratique — rattachant par exemple le Baobab à la Passiflore — quoique *excellentie* au point de vue évolutif et philosophique. Ces questions demandent toujours une attention sérieuse qu'on ne leur a presque jamais accordée.

Il est certain qu'une carte de répartition telle que notre ancienne figure 61 (voir fig. 4) est *absolument élémentaire*. Il faut cependant reconnaître que nulle science n'est exempte de faire place à un moment donné de son histoire à de très savantes « bagatelles ». C'est par là qu'elles commencent en général, et la philosophie la plus approfondie doit toujours quelque chose aux bavardages de Socrate faisant la dialectique avec les oisifs de l'Agora sur de traîtreuses propositions. Ayant pas à pas essayé de bâtir une méthode biogéographique utile, et la connaissant peut-être passablement aujourd'hui (nous n'y avons aucun mérite; nous sommes en effet honteux d'avoir mis si longtemps à nous apercevoir que par exemple, l'évolution de la terre et de la vie vont de pair), nous rechercherions à l'heure présente dans la répartition des Bombacacées autre chose que ce que nous lui demandions avant 1952. C'est pourquoi pour en finir avec cet article, nous allons indiquer d'une manière très sommaire quelques-unes de nos questions de 1964.

En voici des échantillons tels qu'ils nous tombent sous la plume sans trop nous forcer. Nos lecteurs ne tarderont pas à s'apercevoir que, si nous voulions réellement approfondir les choses, nous devrions écrire de gros volumes à leur sujet, plutôt que quelques lignes hâtives :

1. Nous avons rencontré sur des grés (*tajas*) arides de la région du Rio Parguaza¹ plusieurs plantes qui nous parurent au premier coup d'œil intéressantes. Une d'elles s'est avérée être une espèce inconnue de *Pseudobombax* que M. André ROBYNS a bien voulu nous dédier (Bul. Jard. Bot. Bruxelles **33** : 67, 1963). Le *P. Croizalii* paraît se rapprocher le plus du *P. campestre* (Brésil : Minas Geraes, Bahia). Ces 2 espèces font partie de la Sect. *Heterosexinium*, qui englobe en outre 14 autres espèces. Nous aimerions analyser leur répartition en grand détail mais, ceci étant hors de question, nous nous bornerons ici à quelques notes sur leur compte dont nos lecteurs pourront eux-mêmes développer les indications :

a) *Ellipticum*, *palmeri*, *ellipticoideum*. — *Ellipticum* se situe au nord du « Nuclear Central America » des géologues américains (voir *Panbiog.*, etc.), et se rencontre presque un peu partout au Mexique; on le connaît également au Guatemala, Salvador, Nicaragua, Honduras Britannique, Cuba. Son indigénat Cubain est discuté, mais nous le croyons réel sans difficulté (voir par ex., *Space* : 107, fig. 29). *Palmeri* appartient nettement au Mexique Occidental (voir par ex., *Space* : 107, fig. 30). *Ellipticoideum* est au Yucatán (Mexique), Petén et Izabal (Guatemala), Honduras Britannique (voir, par ex., *Space* : 110, fig. 31). On remarquera la vicariance de *palmeri* (occidental) et *ellipticoideum* (oriental), et on observera qu'aucune espèce de ce groupe ne dépasse le Nicaragua vers le sud; cette limite est *biogéographique* (*Panbiog.* : 145-146, 268, 280, fig. 31, 335-336 notes), nullement *climatique* ou *écologique*; b) *Campestre*, *Croizalii*,

1. Cette rivière se jette dans l'Orenoque (rive droite) à environ 100 kilomètres au nord-est de Puerto Ayacucho. Son cours est situé dans l'État de Bolivar (Vénézuëla).

maximum — Les grès du sud du Venezuela ¹ prolongent au nord les « seras » du Brésil Oriental, et il est donc normal que *campestre* et *Croizatii* soient allines; *maximum* (Venezuela (Zulia), Colombie (Magdalena)) occupe une aire fort remarquable (voir par ex., *Panbiog.* 1 : 354, note, 339, fig. 46, 374, note; etc.). et d'après ROBYNS n'est pas moins remarquable par ses caractères; c) *Guayasense, millei* — L'aire de ces 2 espèces (Ecuador: Guayas, Los Rios) est une fois de plus digne de retenir l'attention (voir, par ex., *Panbiog.* 1 : 288, note; *Space* : 185, fig. 43 A; etc.); les affinités entre *millei* et *maximum*, quoique « absurdes » au point de vue géographique courant, sont parfaitement normales; d) *Andicola, heteromorphum* — Ces *ceibas* sont indigènes de la Bolivie (*andicola* : Cochabamba, vers 2 000 m; *heteromorphum* : Santa Cruz, très probablement en grande plaine) et font pendant à beaucoup de points de vue à *guayasense-millei* de l'Équateur. On pourrait imaginer que *andicola* fût une espèce par néo-formation à attribuer à l'orogénèse Andine, mais ses rapports avec *campestre*/*Croizatii* attestent pour nous au contraire une forme ancienne qui a survécu, en partie, à l'orogénèse en question. *Andicola* et *heteromorphum* sont très probablement des « vicariants » géographiques et écologiques, bien qu'issus d'ancêtres qui ne seraient peut-être pas très rapprochés dans la Sect. *Helevoezinium* actuelle; e) *Grandiflorum, longiflorum, endecaphyllum, tomentosum, marginalum, argentinum* — La phytogéographie « orthodoxe » ne verrait dans ces 6 espèces que des formes vaguement « Brésiliennes », à préférences « climatiques » et « écologiques » différentes, etc.. Pour notre part, nous soulignons surtout ce qui suit : 1° — Le Bassin Amazonien au sud de l'Amazone est intéressé autant à l'ouest (*marginalum* : Pérou (Junin), Bolivie (Beni, Santa Cruz), Brésil (Mato Grosso, Goiás, Minas Geraës, Rio de Janeiro) qu'à l'est et au sud (*grandiflorum* : Brésil (Rio de Janeiro, Minas Geraës, São Paulo, Santa Catarina, Paraná); (*longiflorum* : Brésil (Mato Grosso, Minas Geraës, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná); Bolivie, Paraguay); *tomentosum* : Brésil (Mato Grosso, Goiás, Bahia, Minas Geraës, São Paulo), Paraguay; *endecaphyllum* : Brésil (Rio de Janeiro); *argentinum* : Brésil (São Paulo), Bolivie (Santa Cruz), Paraguay, Argentine (Jujuy); 2° — Des 6 espèces en question, on pourrait dire qu'elles sont « sympatriques »,

1. Nous avons signalé jadis (*Panbiog.*, 2b : 1266) que les stations de certaines plantes vénézuéliennes paraissent s'échelonner tout au long d'une « piste », d'ailleurs peu connue, entre le nord-est de l'État de Bolivar et la région côtière des États de Yaracuy et Falcón. Nous avons fait état également (*op. cit.* : 491 et s., 541, fig. 72, 551; etc..) de limites de répartition dans les *llanos* du Venezuela, impossibles à expliquer par l'écologie et le climat actuels de ces plaines, et de nature à faire supposer des accidents géologiques et tectoniques anciens au sujet desquels la carte de nos jours ne dit certainement pas grand'chose. Nous venons d'apprendre par une nouvelle de presse (janvier 1964) qu'un gisement important de minerais de fer a été récemment découvert vers l'extrémité nord de la « piste » citée ci-dessus. C'est donc que le fer lui-même a « émigré » du Brésil Oriental au Venezuela Septentrional par l'État de Bolivar et les *llanos* en suivant les « pistes » des plantes et des oiseaux. Autre point de vue : ne serait-il pas plus raisonnable de penser que la vie a suivi, par ses ancêtres, un antique « pro-taxe » riche en fer? Nous nous tenons évidemment à cette probabilité. La vie et la terre ont évolué de pair, et la vie de nos jours est elle-même, toute « moderne » qu'elle paraît être, un horizon géologique (qu'on nous passe l'adjectif) de la planète. Il serait absurde que ce ne fût pas vrai.

car elles se retrouvent pour la plupart au Saô Paulo. En fait, bien que ces formes empiètent l'une sur l'autre de l'autre, elles appartiennent à des secteurs biogéographiques différents (*grandiflorum* et *endecaphyllum* : orientales; *marginatum* : occidental; *argentinum* : méridional; *longiflorum* et *lomentosum* sont centrés sur l'axe : Bolivie — Mato Grosso /Goias — Minas Geraës); 3° — Il nous paraît donc sûr que le *Pseudobombax* est d'un indigénat fort ancien au sud de l'Amazone comme d'ailleurs dans d'autres parties de son aire. Partout ce genre est distribué d'une manière qui est loin d'être capricieuse. Par exemple : l'hiatus dans sa distribution entre le Nicaragua et l'axe : Colombie, Équateur n'admet aucune raison climatique ou écologique, mais se retrouve en ce qui concerne les oiseaux (voir *Panbiog.* I : 444, fig. 57 A, 788, fig. 111, 839, fig. 119; etc.). On ne saurait non plus oublier (voir la note précédente) que l'*Hylaea* de l'Amazonie, qui est souvent traitée en « biogéographie » comme une seule « province », se répartit au contraire entre une foule de centres biogéographiques particuliers (*Panbiog.* I : 524 et s.); ce qui est pour nous assurément le cas aussi (*Panglob.* 2a : 15, 18) de la « Province Guinéenne » de l'Afrique.

Nous observons, pour terminer ce qui concerne le *Pseudobombax* et la vie en général (se reporter aussi à la note précédente), que des distributions qui se déroulent sur un arc : Brésil Oriental-Vénézuéla-Colombie-Septentrionale-Amérique Centrale, et qui sont souvent interrompues ou presque interrompues (voir par ex., *Panbiog.* I : 359, fig. 46) d'une manière inexplicable par la géographie courante, sont bien connues, autant dans le monde des plantes (*Pseudobombax*, Velloziacées) que dans celui des animaux (*Schiffornis*; *Oxyruncus* (*Panbiog.* 2b : 1550, fig. 217)). Ces interruptions exigent que l'on fasse appel à des configurations géographiques révolues. (*Panbiog.* I : 776, fig. 109, 926, fig. 119 D; etc.), auxquelles les plantes et les animaux de nos jours sont à rapporter par leurs ancêtres plutôt que par eux-mêmes. Nous avons récolté, au même endroit où nous avons rencontré le *Pseudobombax Croizatii*, une Bignoniacée dont nous ignorons ce qu'il est advenu, mais qui nous valut un jour (*Panbiog.* I : 477 et s.) l'opinion qu'elle rappelait fort nettement une espèce déjà connue du Panama, établissant ainsi un rapport « trans-andéen » qui n'a assurément rien de mystérieux (*Panbiog.* I : 289, fig. 33, 301, fig. 36. 338, fig. 41, 342, fig. 42, 346, fig. 44, 355, fig. 45, 371, fig. 47, 391, fig. 51, 418, fig. 54 A; *Space* : 340, fig. 59; etc.), pour tout naturaliste instruit des rudiments de la géologie et de la biologie du Nouveau Monde.

2. AUBREVILLE a fort judicieusement établi des comparaisons (*Contr. Paléohist. For. Afrique Trop.* : 33, 1949) entre espèces vicariantes par « séries écophyliques ». Il signale parmi elles le *Bombax buonopozense* (en « rain forest »), et son homologue *B. costatum* (dans les savanes boisées). Le précieux travail monographique de A. ROBYNS nous permet aujourd'hui d'approfondir la question des rapports de ces espèces. Le *B. buonopozense* est rapporté (*op. cit.* : 107) à un « élément guinéen répandu

dans toute la sous-province guinéenne supérieure » (Guinée, Sierra Leone, Côte d'Ivoire, Ghana, Togo, Nigeria, Cameroun), et atteignant par une variété *reflexum* un domaine supplémentaire fort intéressant (Cameroun, Congo, Cabinda, Angola). Cette espèce (dans sa variété typique) se rencontre « dans les forêts ombrophiles, remaniées ou secondaires, les galeries forestières, et même, au Ghana, dans les savanes arbustives, les broussailles côtières et les prairies ». Le *B. costatum* est indigène en Gambie, Guinée portugaise, Guinée, Sierra Leone, Côte d'Ivoire, Ghana, Togo, Dahomey, Nigeria, Cameroun et République Centrafricaine, mais (*op. cit.*, 103) cette fois à titre (*op. cit.* : 103) d'« Élément soudanais s'étendant vers l'Est jusque dans la République Centrafricaine, et pénétrant à l'Ouest dans le Nord de la Province Guinéenne. On le rencontre dans les forêts claires et les savanes boisées. Il se contente de terrains arides, même latéritiques ».

Nous dirions que, bien que la distribution géographique de ces 2 espèces (le *B. buonopozense*, le *B. costatum*) paraisse être sensiblement égale, il en est tout autrement dans les faits. Il y a entre elles vicariance écologique¹ tout aussi bien que (bio)géographique. Aubréville l'a décelé dans une note (*op. cit.*, 51) d'une pénétrante sagacité, où il remarque que : « les golfes tertiaires ont pu laisser des traces dans la répartition d'une certaine flore. Les formations littorales actuelles comprennent des espèces exclusives, qu'on ne rencontre jamais à l'intérieur, sauf très exceptionnellement dans des stations très particulières, inexplicables par les conditions écologiques présentes » (souligné par nous). Nous regrettons vivement de ne pouvoir aborder la question de front — ce qui exigerait de nombreuses pages d'analyse comparée — mais nous nous rangeons ici, et sans plus, tout à fait à l'opinion du savant que nous venons de citer. Pour nous, et sous réserve d'analyses à publier, beaucoup plus étendues et approfondies que nos notes courantes, nous voyons très volontiers le *B. buonopozense* comme une forme (bio) géographique « côtière », et le *B. costatum* comme une forme provenant des « anciens golfes » (voir par ex., FURON, Géologie de l'Afrique, 73, fig. 2, 1950) du Crétacé supérieur et de l'Eocène inférieur². Les cassures du Fouta-Djalon (*op. cit.* : 206), le synclinal

1. L'habitat « aberrant » du *B. buonopozense* au Ghana est presque certainement d'origine secondaire. Nous regrettons de ne pouvoir nous y arrêter. Voir : AUBREVILLE, *op. cit.* : 39 (carte); RAND L., Fieldiana (Zoology), 32 (9) : 561, 1951 (se référer surtout aux cartes, « Map 2 »); Space : 516 et s.; etc.

2. Nous remarquerons ici, malheureusement bien « en passant » qu'AUBREVILLE voit dans le *B. buonopozense* et le *B. costatum*, etc. (*op. cit.* : 33) des formes dont « la séparation botanique est à peine accusée », en ajoutant : « mais les espèces, unités naturelles, morphologiques et biologiques, sont pourtant distinctes ». Nous le croyons sans peine, et croyons aussi que ROBYNS ne se trompe aucunement (*op. cit.* : 104) en voyant dans le *B. costatum* une espèce relativement variable par la couleur des fleurs et par la forme et la dimension des fruits (tératologiques, mais toujours très intéressants, en forme de sablier, chez une var. *vulnetii*). Le fait nous paraît être — c'est d'ailleurs assez commun partout ailleurs dans le monde — que *buonopozense* et *costatum* ont évolué à partir d'un ancêtre côtier scindé par la suite en deux par la transgression « saharienne » de la fin du Crétacé. On devrait en conclure que, même si nous admettons une forme ancestrale absolument unique à l'origine, la formation vicariante qui a établi ces deux espèces a pris environ 60 à 80 millions d'années pour aboutir à des

probable en Côte d'Ivoire (*op. cit.* : 211), le « relief remarquable » de la chaîne de l'Atakor (*op. cit.* : 220)¹, les rapports biogéographiques évidents entre l'Amérique tropicale et l'Afrique occidentale (voir p. ex. *Princ.* : 41, note, 47, note, 52-53, note, 60, note, etc. etc.), etc., etc., fournissent une base de fait et de pensée permettant d'aborder avec succès les innombrables problèmes de la vie de l'Afrique occidentale que la « biogéographie orthodoxe » n'a jamais su affronter dans l'esprit et avec le mordant nécessaires. ROBERTY invoque lui aussi l'avenir dans les pages où il écrit (*Candollea*, 8 : 90-92, 1940) que « cette flore (de l'Afrique occidentale) peut être traitée de résiduelle, puisqu'elle a commencé à disparaître pour des causes à nous inconnues, et qui semblent avoir cessé d'être... Le Soudan et la Guinée, quel que soit le degré d'interpénétration de leurs formations respectives, sont considérés comme deux subdivisions nettement différentes d'origine... Il nous semble en effet — mais d'une façon très confuse — que l'Atlantique n'a pas eu — et surtout en ce qui concerne le domaine forestier — une valeur de limite absolue » (c'est nous qui soulignons). Ceci est fort exact (voir p. ex. *Panbiog.* 2 a : 158, fig. 128 g; *Space* : 91 et s., etc.), mais l'analyse (pan)biogéographique est déjà là, qui nous délivrera de la gêne de percevoir tout ceci seulement d'une façon très confuse. S'il est indéniable que les modifications de climat ont poussé devant elles des flores entières comme de gigantesques troupeaux, il n'est pas moins certain que ces flores devaient exister avant que le climat ne les poussât. On ne déplace pas ce qui n'existe pas, et l'on ne comprend ce qui existe que si l'on peut en analyser les grands ressorts avant de s'arrêter à des questions secondaires. C'est bien ce qu'on a trop souvent oublié, mais qu'AUBREVILLE et ROBERTY ont pressenti et vu, en faisant apparaître ainsi toute l'œuvre à accomplir. Cette œuvre ne demande désormais que du temps et de la patience; le mode de pensée et la méthode qu'elle requiert sont acquises.

3° Nous ne pouvons nous arrêter longuement, dans les limites qui nous sont imposées, sur les Bombacacées de l'Asie du Sud-Est, de la Malaisie et de l'Australasie. Nos lecteurs pourront aisément en analyser la répartition pour leur propre compte en suivant les indications données dans le présent article, et les données de *Panbiog.*, vols. 2a et 2 B en particulier. Nous remarquerons seulement que le *Bombax ceiba*, espèce intercontinentale, que l'on suppose souvent être « introduite » ainsi que le *Ceiba* (voir CROIZAT, *Archivio Bot. Ital.*, 3 ser., 13 : (9 extr.), 1953; VAN

différences « à peine accusées » et toujours flottantes dans les caractères sexuels. La clé d'une interprétation exacte de ces espèces (et de leurs homologues partout ailleurs) est donc à rechercher dans une synthèse de biogéographie, géologie, morphogénie, taxonomie, écologie, etc., ce qui revient à de la panbiogéographie. Nous n'avons évidemment rien inventé, et moins encore sommes-nous des « révolutionnaires ». AUBREVILLE, FURON, ROBYNS et nous orchestrons toujours la même pièce à l'unisson.

1. AUBREVILLE a fort heureusement senti l'importance de ce nœud. Voir *Chryso-balanus atacorensis*, dont il fait état, *op. cit.* : 52, note. Le *B. costatum* atteint, lui aussi, la République Centrafricaine. C'est un champ d'études intéressantes entièrement à travailler.

STEENIS; Fl. Malesiana Bull. 10 : 360, 1953), offre, par sa variété *leiocarpum* (ROBYNS, *op. cit.* : 97) une forme parfaitement bien localisée au point de vue de la biogéographie à Célèbes, en Nouvelle-Guinée, Australie (Northern Territory). *Camplostemon* fait partie d'un monde particulier à la « Mangrove Belt of Wallacea » (*Man*, fig. 77, 78; *Panbiog.*, 2 a : 595; *op. cit.*, 2 b : 921, fig. 249, etc.), dont l'étude est loin d'être achevée. Nous sommes toujours de l'avis que les formes ancestrales des Bombacacées étaient des plantes de mangroves et de l'arrière-pays côtier tropical, ce qui rend compte de leur écologie actuelle. On remarquera d'ailleurs que le genre *Philippia*, signalé aux monts Nimba par AUBRÉVILLE (*op. cit.* : 48, 1949), et surtout « orophile » à Madagascar (*Space* : 117, 233, 272, note, 279, 289, 290, note, 524-525, note), présente une plante de mangrove dans l'île de Mafia¹. Pour nous (*Space* : 357, 368), la mangrove, et ce qui en dérive par adaptation au sens le plus ample du terme, est au cœur même de l'origine de l'angiospermie « moderne ». Nous avouons regretter beaucoup de ne pas connaître le *Maxwellia* canaque, mais y aurait-il quelque relation biogéographique entre la répartition de ce genre, et celle, par exemple, du *Nepenthes* (voir *Panbiog.* 2 b : fig. 264) dans le Pacifique?

E. CONCLUSIONS

Les notes sur la distribution et la répartition des Bombacacées que nous venons de présenter ici diront sans plus à nos lecteurs quel est le but que nous assignons à la (pan)biogéographie. Ce but a été pour nous toujours le même à partir de 1952 : c'est par cette science qu'on peut « pénétrer la Nature » dans tous les sens, bien au delà de ce qui a paru possible jusqu'à ce jour. Naturellement, notre « Manual of Phytogeography », 1952, ne marque qu'un début assez imparfait dans l'ensemble

1. Des faits de ce genre sont fort courants, quels que puissent être les détails. Par exemple : Le genre *Bonnetia* (*Theaceae*, ou *Bonnetiaceae*, selon les auteurs) est connu de Cuba (LEON et ALAIN, Fl. Cuba 3 : 300, (1953) par une seule espèce, *B. cubensis*, propre à la région de la Sierra de Moa, dans un centre fort net de grand endémisme Antillais (voir tous nos travaux). D'après KONUSKI (voir *Princ.* 1a : 48), qui fait autorité en la matière, cette espèce se distingue avec difficulté de *B. stricta*, qui vit actuellement dans des marécages sablonneux de la côte du Brésil (Bahia, Rio de Janeiro). Environ cinq autres espèces sont connues des « grès » du Système du Duida-Roraima, aux confins du Venezuela et du Brésil. Nombreux sont les géologues qui voient dans ces « grès » un delta d'âge jurassique Crétacé, qui a été soulevé et « dissequé », pour devenir ensuite les « mesas » de nos jours. On verrait donc volontiers dans l'habitat actuel de *B. stricta*, l'habitat ancestral que présentaient jadis les formes du Duida-Roraima. La chaîne biogéographique : Moa (Cuba, Orient) — Duida et Roraima — Bahia et Rio de Janeiro, atteste, avec de nombreux cas parallèles (voir p. ex., *Space* : 76, fig. 7; 345, fig. 60, etc.), la survivance biologique (au pied de la lettre) d'une paléogéographie d'âge fort reculé. Parmi les espèces « modernes » issues d'antiques ancêtres, celles qui sont les plus éloignées (Cuba et Brésil Oriental; « wing dispersal ») se distinguent à peine, et l'habitat de l'une d'elles rappelle toujours d'une manière frappante l'ambiance probable des origines. Détails à part, nous voyons dans ces Bonnetias l'équivalent biogéographique des *Bombax costatum/buonopopense*. Le ton change, mais la gamme est toujours la même. Voir, pour des mangroves devenues « orophiles », *Space* : 117, et en général tous nos travaux.

de notre œuvre, qui, elle-même, est toujours *très loin* d'avoir donné tous les fruits qu'elle est capable de porter. Nous avons peut-être souvent fait mauvais usage de notre méthode — elle ne nous appartient que par la persévérance et la netteté dans les vues comme telle; ce n'est pas nous qui l'avons inventée, loin de là — mais si nos lecteurs veulent bien l'appliquer, ils feront certainement beaucoup mieux que nous. Tout début est épineux, mais la mise en œuvre de principes revenant à une méthode efficace devient presque aussitôt automatique.